Die Verzweigung der Pandanaceen.

Von

K. Schumann.

(Mit 1 Figur im Text.)

Jedem Botaniker, der einmal Gelegenheit hatte, einen älteren *Pandanus* in einem Gewächshause zu betrachten, oder welcher in einer guten Abbildung einem Vertreter dieser auch in systematischer Beziehung bemerkenswerten Pflanzengattung seine Aufmerksamkeit geschenkt hat, wird die eigentümliche Dichotomie der Verzweigungen aufgefallen sein. Ich hatte schon längst den Gedanken gefasst, der Entwickelung derselben einmal nachzuspüren, wurde aber durch anderweitige Arbeiten immer wieder von meinem Vorhaben abgelenkt. Eine neuere Anregung zur Prüfung der Angelegenheit wurde mir durch die Discussion geboten, welche sich zwischen Herrn Professor Volkens und Herrn Dr. Warburg über die Ursache der Dichotomie bei der Dumpalme entspann[1]). Dieser hatte den Gedanken geäußert, dass die merkwürdige, normal unter den Palmen allein der Gattung *Hyphaene* zukommende Dichotomie der Verzweigung vielleicht durch die Steppenbrände veranlasst werde, während Volkens meinte, aus gewissem Grunde dieser Anschauung nicht beitreten zu können. Ein positives Resultat konnte der Lage der Dinge nach nicht gewonnen werden. Als ich mir aber die hübschen Abbildungen betrachtete, zu denen Herr Dr. Warburg den Text geschrieben hatte, da konnte ich mir nicht verhehlen, dass diese Palmen äußerlich eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit in der Tracht mit einem verzweigten *Pandanus* aufwiesen.

Leider ist es mir nicht gelungen, Material für die Untersuchung der erwähnten Palmengattung zu erlangen. Herr Prof. Schweinfurth, an den ich mich mit der Bitte um gütige Unterstützung in dieser Frage wandte, hat sich zwar alle erdenkliche Mühe gegeben, mir einen Kopf der blühenden

1) Warburg in Deutsche Kolonialzeitung, Neue Folge VIII. Jahrg. n. 15 und Volkens ebendort n. 17.

oder fruchtenden Dumpalme zu verschaffen; seine Bemühungen waren aber ohne Erfolg. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle den verbindlichsten Dank für seinen guten Willen auszusprechen. Meinen Bestrebungen, die Frage nach der Dichotomie der *Pandanus*-Stämme zu prüfen, kam ein günstiger Zufall entgegen. Der riesige, mit wohl mehr als hundert Zweigen verästelte Stamm eines *Pandanus humilis* Jacq. des königl. botanischen Gartens von Berlin, der hier wie wohl überall unter dem Namen *Pandanus silvestris* cultiviert wird, sollte gründlich gesäubert werden. Zu diesem Behufe wurde in dem Palmenhause, wo er seinen Standort hat, um ihn ein großes Gerüst aufgeschlagen und so war mir diese Pflanze, welche gerade in voller Blüte stand, wenn auch nicht bequem, so doch von allen Orten zugänglich. Er ist eine weibliche Pflanze, welche jedes Jahr in der zweiten Hälfte des Winters blüht; später lässt sie auch ihre Früchte heranwachsen, dieselben sind aber wegen der ausbleibenden Befruchtung taub. An einer sehr großen Anzahl von Ästen konnte ich zunächst constatieren, dass in allen Fällen die weitere Verzweigung mit der Entwickelung eines Blütenstandes im Zusammenhang steht, denn unmittelbar an der Dichotomiestelle war ich stets im Stande, den Rest eines solchen in der Gestalt eines kurzen Faserbündels nachzuweisen. Dasselbe nahm stets eine laterale Stellung ein und zwar stellte es gegenüber der Stärke des Astes einen verhältnismäßig kleinen Körper dar, welcher z. B. an über daumenstarken Zweigen kaum die Dicke eines Bleistiftes hatte.

Es handelte sich nun zunächst darum festzustellen, welchen Ort der Blütenstand einnahm, es musste constatiert werden, ob derselbe von Anfang an eine laterale Stellung hatte, oder ob er terminal war. Über diese Thatsache giebt uns schon die so vortreffliche Monographie des Grafen von Solms-Laubach eine bündige Aufklärung, er nennt die Inflorescenzen endständig und in der That konnte ich mich leicht überzeugen, dass er für die hier im Auge gehaltene Pflanze vollkommen Recht hat. Um nun dahinter zu kommen, welche Bedingungen für die Verästelung an einem blühenden Zweige gegeben sind, schnitt ich einen solchen von *Pandanus humilis* ab und entblätterte denselben. Der Zweig war etwa 2 cm dick, drehrund, auf einer Länge von 30 cm durch die abgefallenen Blätter stark geringelt und oben mit einem Schopf von Blättern versehen, der eine Achsenlänge von ca. 15 cm beanspruchte. Die letzteren waren, wie immer an *Pandanus*, in drei gewundene Zeilen angereiht, je 8—9 Blätter setzten eine Zeile zusammen, welche $^1/_3$ des Achsenumfanges umlief. Dabei fiel die Drehungsrichtung der Windung jeder Zeile mit der Einerzeile der Blätter nach dem kurzen Wege der Blattstellung zusammen; die Blätter umfassten den Stengel vollständig, ja die beiden Flanken der Scheiden übergriffen sich noch knapp.

Von dieser Regelmäßigkeit der Anordnung machen die obersten vier grünen Laubblätter eine Ausnahme (Fig. *A*). Diese divergieren nämlich

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Botanische Jahrbücher

für

Systematik, Pflanzengeschichte

und

Pflanzengeographie

herausgegeben

von

A. Engler.

Dreiundzwanzigster Band.

V. Heft.

Mit 1 Tafel und 4 Figuren im Text.

Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann

1897.

Ausgegeben am 27. August 1897.

Inhalt.

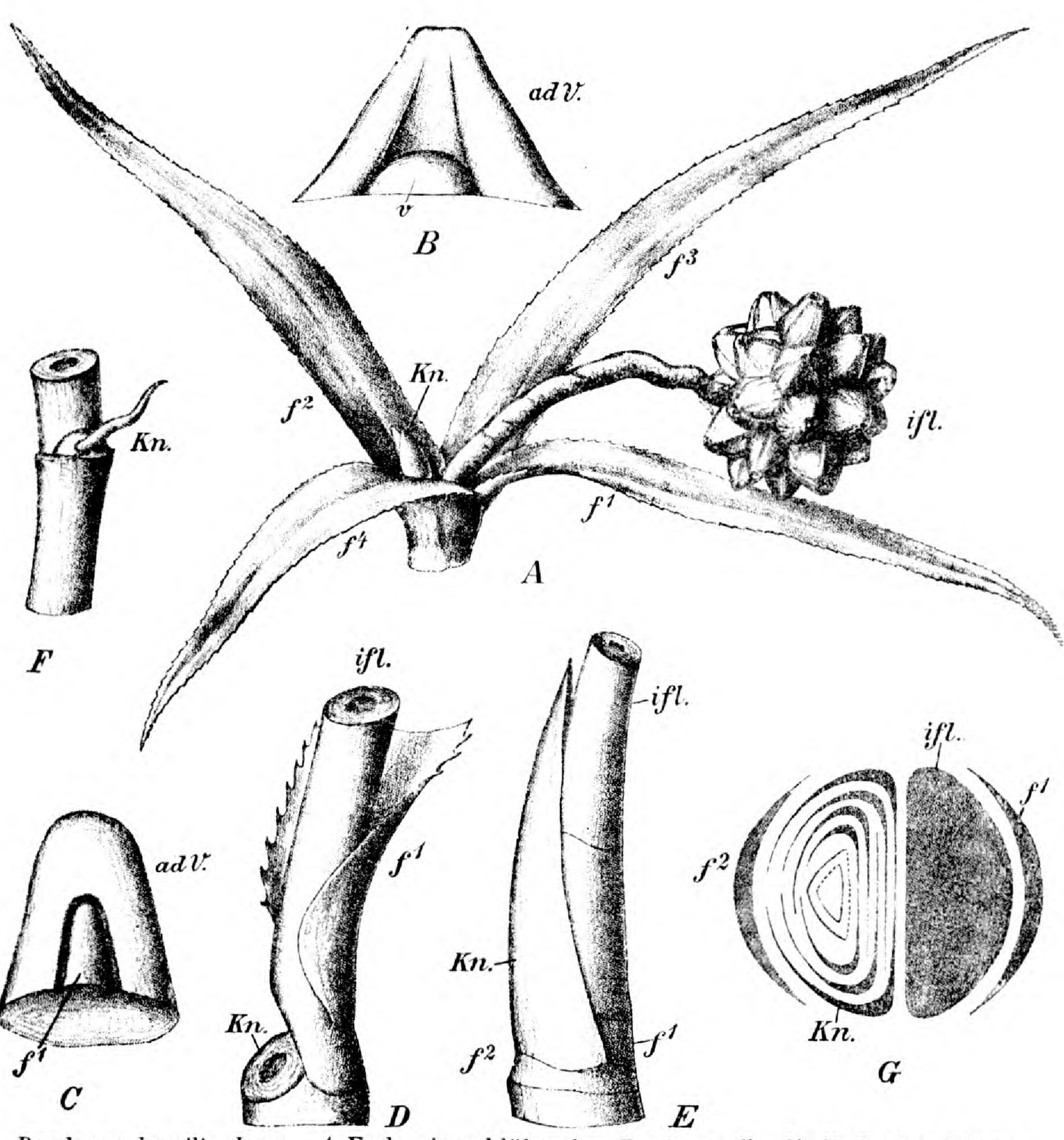
Bemerkung.

Die Herren Mitarbeiter erhalten bei Abhandlungen, welche honoriert werden, 20 Separata, bei solchen, welche nicht honoriert werden, 40 Separata gratis. Ausser den Freiexemplaren werden Separata in grösserer Zahl hergestellt, für welche der Autor Druck und Papier zu zahlen hat und zwar:

für 10	Expl.	geh.	in	Umschlag	pro	Druckbogen	*M* 1.20,	pro	einfarb.	Tafel	8⁰ *M* —.30.
» 20	»	»	»	»	»	»	» 2.40,	»	»	»	8⁰ » —.60.
» 30	»	»	»	»	»	»	» 3.60,	»	»	»	8⁰ » —.90.
» 40	»	»	»	»	»	»	» 4.80,	»	»	»	8⁰ » 1.20.
» 50	»	»	»	»	»	»	» 6.—,	»	»	»	8⁰ » 1.50.
» 60	»	»	»	»	»	»	» 7.20,	»	»	»	8⁰ » 1.80.
» 70	»	»	»	»	»	»	» 8.40,	»	»	»	8⁰ » 2.10.
» 80	»	»	»	»	»	»	» 9.60,	»	»	»	8⁰ » 2.40.
» 90	»	»	»	»	»	»	» 10.80,	»	»	»	8⁰ » 2.70.
» 100	»	»	»	»	»	»	» 12.—,	»	»	»	8⁰ » 3.—.

Über 100 Separatabdrücke werden nur von Dissertationen bezw. Habilitationsschriften hergestellt, eine Honorierung solcher Abhandlungen kann jedoch nicht erfolgen. Von Abhandlungen, welche mehr als 3 Bogen Umfang haben, können mit Rücksicht darauf, dass so umfangreiche Arbeiten den Preis der Jahrbücher sehr erhöhen, **nur 3 Bogen honoriert** werden. Referate für den Litteraturbericht werden mit *M* 40 pro Bogen honoriert. Die Zahlung der Honorare erfolgt stets bei Abschluss eines Bandes. — Alle Sendungen für die »Botanischen Jahrbücher« werden an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Ad. Engler in Berlin W. Motzstr. 89 erbeten. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuscripte **völlig druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichem Einschieben und ausgedehnten Abänderungen während der Correctur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind.

nach der Abschätzung durch das Augenmaß von einander um Winkel, welche sich dem gestreckten mehr nähern, zumal f^1 und f^2 einander diametral gegenüber stehen, so dass der Verband der letzten 4 Blätter einem geraden Kreuz gleicht. Auf die erwähnten letzten grünen Blätter



Pandanus humilis Jacq. *A* Ende eines blühenden Zweiges; f^1—f^4 die letzten Blätter; *ifl* weiblicher Blütenstand; *Kn* Fortsetzungsspross. *B* Jüngste Seitenanlage aus der Achsel eines unteren Blattes. *C* Dieselbe mit abnormer Lage des ersten Blattes f^1; *ad. V.* adossiertes Vorblatt, *v* Vegetationskegel. *D* u. *E* Blütenstand und Fortsetzungsknospe in ihren Beziehungen zu einander; in *D* ist die letztere bei *Kn* abgetragen; *F* Seitenanlage aus der Achsel eines Blütenstandsblattes. *G* Diagramm von *E*.

folgen dann noch einige andere. Diese unterscheiden sich sehr erheblich von den bisher besprochenen. Während nämlich die letzteren, welche ich Laubblätter nennen will, in dicht gedrängter Anreihung folgen, stehen jene, welche Inflorescenzblätter heißen sollen, in lockerer Folge und

weiten Abständen; die Länge der Zwischenknotenstücke zwischen den noch vorhandenen vier Inflorescenzblättern schwankt zwischen 2 u. 3 cm. Diese Blätter umfassen auch nicht mehr die ganze Achse, sondern nur etwa $^2/_3$ des Umfanges. Zudem hat die Achse ihre drehrunde Form in eine dreikantige abgewandelt; die derbe Consistenz der Blätter ist am Grunde in die zartere von Hochblättern übergegangen, welche den Blütenstand vor der Anthese verhüllen. Übrigens sind diese Blätter sehr bald dem Untergange geweiht, zur Zeit der Vollblüte sind sie schon teilweise oder ganz verschwunden.

Die soeben erwähnte Veränderung des Querschnittsareales des Inflorescenzträgers aus der annähernd kreisförmigen Gestalt in die fast gleichseitig dreieckige ist bemerkenswert. Sie findet sich nicht blos hier, sondern auch bei allen *Cyperaceae*, welche einen terminalen Blütenstand unter ähnlichen Verhältnissen entwickeln. Bekanntlich macht der dreikantige Halm vieler *Cyperaceae* einen wichtigen Charakter dieser Pflanzengruppe aus, während er auf der anderen Seite doch nicht allen Gewächsen dieser Familie zukommt. Ich habe dieser Differenz gelegentlich meiner Studien über diese Familie meine Aufmerksamkeit geschenkt und gefunden, dass die *Carices*, die scharfkantig dreiseitigen *Scirpus*-Arten u. s. w. ihre Inflorescenzachsen unter ganz denselben äußeren Bedingungen anlegen, wie die von *Pandanus*. Der Vegetationskegel nämlich ist, so lange er Blätter erzeugt, eingeschlossen und überragt von einer schlanken dreiseitigen Pyramide letzter Blätter. Diese umfassen sich gegenseitig dergestalt, dass eine Seite des zusammengekniffenen Blattes die Flanke des folgenden Blattes übergreift, während die zweite von der entsprechenden Flanke des vorhergehenden Blattes gedeckt wird. Der Querschnitt der Achse, an welcher diese Blätter sitzen, ist kreisrund oder genauer annähernd von dieser Gestalt. Wenn nun der Vegetationskegel die Blütenstände ausgliedert, so hat er einen annähernd gleichseitig dreieckigen Querschnitt, der zweifelsohne durch den Blattkegel in seiner Form bedingt wird. Durchwächst nun der Spross, wenn er den Blütenstand erzeugt hat, den Blattkegel, so steht der intercalare Dehnungsherd, welcher die Vergrößerung des unten blattlosen Stengels unterhält, immer unter dem Einfluss jener dreiseitigen Hohlpyramide (der Blattknospe); die dreikantige Form derselben steht demgemäß mit jener Gestalt des Knospenkegels in ursächlichem Zusammenhange.

Erhebt sich aber der Vegetationskegel der Inflorescenz, wie bei *Scirpus lacustris* und Verwandten über die Blattvereinigung so weit, dass ein Zusammenschluss der Blätter zu einem dreiseitigen Kegel nicht zu Stande kommt, so zeigt derselbe bei der Anlage der Inflorescenz kreisförmigen Querschnitt und der Träger des Blütenstandes behält denselben bei seiner endlichen Entwickelung auch bei: die Inflorescenzstiele bez. die blühenden Halme sind drehrund.

Der Blütenstand von *Pandanus humilis* hat sich, wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht, als terminal erwiesen; da er nun aber ebenso sicher nach der Reife der Frucht, wie die fernere Beobachtung lehrt und wie auch aus den Überresten an den Zweigen geschlossen werden kann, später seitlich befunden wird, so fällt mir nun die Aufgabe zu, nach der Ursache der Stellungsveränderung zu forschen.

Ich entblätterte zu diesem Behufe einen anderen Zweig, um nach den Anlagen möglicher Verzweigung, also nach Lateralknospen zu suchen. Bei der genauen Betrachtung der Insertionscurven der Blätter mit Hülfe der Lupe lässt sich in jeder Achsel eines Laubblattes eine winzige Knospe entdecken. Sie ist oft außerordentlich klein, indem sie bisweilen kaum 0,5 mm Länge erreicht, und kann deshalb leicht übersehen werden. Sie steht genau in der Mediane des Blattes und findet zugleich ihren Ort da, wo sich die beiden Scheidenflanken des folgenden Blattes knapp übergreifen.

Was nun die Zusammensetzung der kleinsten 0,5—0,8 mm in der Höhe messenden Knospen (Fig. *B*) anbetrifft, so zeigen sie zunächst ein adossiertes Vorblatt (*ad. V.*), welches die Hauptmasse ausmacht und die ganze Form des Gebildes bedingt. Es ist sehr stark von vorn nach hinten zusammengepresst und an den Rändern zweischneidig. Die Gestalt ist dreiseitig mit gerade abgestumpfter Spitze oder genauer subtrapezoidisch, die Spitze nach oben gewendet; bisweilen ist auch die Abstumpfung mehr oder weniger schief. Gewöhnlich ist die Basis, mit der es dem Achselgrunde des Blattes aufsitzt, etwas länger als die Höhe; manchmal hat die letztere eine größere Dimension. Die Flanken des Blattes greifen auf der Frontseite über die Blattfläche hinweg und überdecken in mehr oder minder hohem Maße den niedrigen Vegetationskegel von dem Umriss eines flachen Kreisbogens (*v*). Dieser Herd der Neubildung eines Lateralsprosses ist nicht weiter gegliedert.

Einmal fand ich die Lücke zwischen den Flanken des adossierten Vorblattes durch ein kleines, zungenförmiges Läppchen verschlossen (Fig. *C*), hinter dem erst der Vegetationskegel lag. Ich kann mich nicht erinnern, dass mir jemals bei meinen sehr zahlreichen Analysen von Lateralknospen an Monocotyledonen dieses Vorkommen wieder begegnet ist — hier liegt offenbar ein von der Norm abweichendes Verhältnis vor.

Die Ausgliederung dieser Knospen geschieht ganz ähnlich jenem Processe, den ich für *Iris* genauer geschildert habe: zuerst bildet sich ein indifferenter, verhältnismäßig ziemlich dicker Zellhügel, der aber nicht in dem Maße in der radialen wie in der transversalen Richtung weiter wächst und deshalb bald stark flach gedrückt erscheint. Aus seiner Mitte differenziert sich ein secundärer Vegetationskegel, der Sprossscheitel, welcher von beiden Seiten her durch ein locales Wachstum der Ränder der Primäranlage übergriffen und überdeckt wird.

Knospen dieser Gestalt findet man in der Achsel der Laubblätter

äußerst häufig, an nicht blühenden *Pandanus*-Zweigen sind sie sämtlich von derselben Beschaffenheit. Anders aber wird die Sachlage bei den blühenden Sprossen; hier nimmt die Größe derselben ganz plötzlich außerordentlich zu. Wenn ich die Laubblätter in absteigender Folge, also vom obersten Laubblatte beginnend beziffere und das letztere als f' bezeichne, so schwanken die Längen der Knospen aus den Achseln von f^2—f^5 zwischen 0,5 u. 0,8 mm, die von

f^4 ist = 1 mm,
f^3 = 13 mm,
f^2 = 44 mm lang,

in der Achsel aber von f^1 findet sich überhaupt keine Knospe (vgl. Fig. *A*).

Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass diese Maße nicht für alle Zweige unter der gleichen Entwickelung des Blütenstandes gelten; soviel aber kann gesagt werden, dass bei der Vollblüte von *Pandanus humilis* stets zwischen dem Größenverhältnisse der Knospe aus dem viert- und drittletzten Blatte eine große Kluft liegt.

Die Analyse der zweitgrößten Knospe ergab folgende Zusammensetzung: Außer dem adossierten Vorblatte wies sie noch fünf deutliche Blätter oder Anlagen derselben auf. Die beiden ersten f^1 und f^2 standen transversal, die Kiele, in denen sie zusammengefaltet waren, fügten sich in die rechten und linken Kniffe der Vorblattflanken ein. Auch die Blätter f^3 und f^4 hatten die gleiche Lage, während f^5 nach vorn fiel. Diesen Stellungen entsprechen die Contactverhältnisse: Die Blätter f^1—f^3 haben nämlich noch zweiseitige Flanken der Scheiden, so dass die zweizeilige Stellung befriedigend erklärt wird; erst bei f^4 entwickelt sich die dreiseitige Scheide, wobei die Öffnung bez. die tiefste Lücke im System nach vorn fällt. Dieser Platz ist der Contacttheorie gemäß der beste für die Anlage von f^5. Meinen Voraussetzungen zufolge muss dann f^6 so liegen, dass die Aufstellung der Blätter in drei Zeilen gewonnen ist.

Dass diese Annahme richtig war, zeigte die Zusammensetzung der größten, 4,4 cm langen Knospe in der Achsel des vorletzten Blattes, deren Diagramm in Fig. *G* wiedergegeben ist. Diese wies zehn deutliche Blätter auf: f^1—f^4 waren wieder zweizeilig gestellt mit einer offenbaren axoskopen Convergenz, f^4 besaß dann den ersten Anfang der Umfassung des Vegetationskegels mit phylloskoper Lücke; entsprechend war die Anlage von f^5, welche bereits völlig dreiseitigen Querschnitt der Scheide zeigte, f^6—f^{10} unterschieden sich in nichts mehr von gewöhnlichen *Pandanus*-Blättern. Nach einer sehr großen Zahl von analysierten Knospen ist dieses Arrangement der Blätter bei *Pandanus humilis* und allen anderen von mir geprüften Arten als Norm anzusehen. Ich gehe nunmehr zu dem Blattarrangement des blühenden Zweiges von *Pandanus humilis* zurück. Das letzte Laubblatt f^1, welches seinem Vorgänger f^2 fast diametral gegenüberstand, machte den Übergang zu den Infloreseenzblättern. Es war

bereits von dem ersten derselben um ein deutliches Stück, etwa 1 cm, abgerückt. Die Insertionscurve verlief nicht mehr in fast vollkommen gleicher Höhe um die Achse, sondern stieg an ihr empor, durch die intercalare Dehnung in dem Achsenstücke bedingt, so dass die Flanken um 5 mm höher angeheftet waren als der mediane Teil des Blattes (Fig. *E* bei f^1); dabei befand sich zwischen den Rändern der Scheide schon eine Lücke. Ich sagte bereits oben, dass eine Knospe in der Achsel dieses Blattes nicht zu sehen war. Die gleiche Wahrnehmung gilt von den folgenden Inflorescenzblättern. Die obersten lassen an ihrer Stelle nur einen plumpen, nicht differenzierten, 1 mm langen, rotgefärbten Gewebehöcker erkennen. In der Achsel der weiter unten befindlichen Blätter war dieser wenigstens bisweilen zu einem schlank kegelförmigen, geschlängelten, wurzelähnlichen Körper ausgewachsen, der aber auch keine morphologische Gliederung, wie etwa Wurzelhaube oder ähnliches zeigte (Fig. *F*).

Die bei *Pandanus humilis* wahrgenommenen Einzelheiten habe ich auch bei anderen Arten der Gattung und bei dem zweiten Geschlechte der Familie bei *Freycinetia* bewahrheitet gefunden. Sie haben ferner Geltung nicht blos für das weibliche Geschlecht, sondern wiederholen sich auch an den Pflanzen männlichen Geschlechtes. Nach letzterer Rücksicht war ich im Stande, einen blühenden *Pandanus utilis* zu untersuchen, welcher zu gleicher Zeit mit *P. humilis* im Palmenhause des königl. bot. Gartens von Berlin seine Blütenstände entwickelte. Es ist ein äußerst kräftiger Baum, der sich schon mehrmals gegabelt hat. Da er natürlich einen sehr hohen Wert hat, so konnte ich den blühenden Zweig nicht abschneiden, sondern musste mich damit begnügen, den Blütenstand von der Spitze einer 15 m hohen Leiter aus zu untersuchen. Der sehr unsichere Stand gestattete nur eine kurze Betrachtung, indes konnte ich doch die wichtigste Thatsache, nämlich die Anwesenheit einer großen Knospe unterhalb des schlaff herabhängenden verzweigten Kolbens nachweisen und deutlich sehen, dass die Inflorescenz die mächtigen, bisweilen mehr als 2 m langen Zweige abschloss.

Die Zahl der primären Seitenstrahlen an einer solchen Inflorescenz ist verschieden, ich zählte bisweilen mehr als 12 in den Achseln von weißen Hochblättern. Sie sind stets der lebhaften Dehnung, welche im ganzen Blütenstande stattfindet, entsprechend extraxilliert oder, wie man sich sonst ausdrückt, ein Stück der Tragachse angewachsen. Die Blätter am unteren Teile der Inflorescenz, welche keine Seitenstrahlen stützen, enthalten in ihren Achseln wieder einen solchen indifferenzierten Gewebekörper wie die Inflorescenzblätter der weiblichen Blütenstände, nur erscheint er hier, offenbar das Homologon einer Knospenanlage, wie ein herabgelaufener, zähflüssiger Tropfen, welcher in die sich senkenden Insertionscurven des Tragblattes hineinzufließen scheint.

Bezüglich der von mir untersuchten *Freycinetia insignis* Bl., die im königl.

Berliner botanischen Garten ebenfalls jedes Jahr zur Blüte gelangt, habe ich folgende Beobachtungen gemacht. Sie ist dort nur in männlichen Pflanzen vorhanden, welche ihre schlanken, rutenförmigen, kaum fingerdicken Zweige an den Säulen der Galerien hoch emporschicken; sie erreichen ebenfalls, wie bei *Pandanus utilis*, eine Länge von 1,5—2 m und tragen oben einen Schopf Blätter, der sich endlich in die mit prachtvollen, rosarot gefärbten Inflorescenzblättern geschmückten Blütenstände fortsetzt. Die Scheiden derselben sind sehr stark verbreitert und erweitert, dabei fassen sie, sich gegenseitig deckend, so übereinander, dass ein schön gefärbter, weiter Trichter gebildet wird, aus dessen Grunde die von aufgelockerten, sehr weichen, schwammigen, weißen Tragblättern gestützten kurzen, weißen, fingerförmigen, gestielten Kolben senkrecht auftauchen. Ein kurzes, kantiges, weißgefärbtes Achsenende mit einem Blattrudiment nimmt, von den Kolben dicht umgeben, die Mitte der Inflorescenz ein und bildet den Abschluss derselben.

Man kann sich unschwer durch Untersuchung der dicht gedrängt stehenden Laubblätter, welche sich wieder von den namentlich am Grunde lockerer angereihten Inflorescenzblättern unterscheiden, überzeugen, dass auch bei *Freycinetia insignis* im letzten Laubblatte eine vergrößerte Knospe vorhanden ist, während die tiefer inserierten nur jene winzigen Anlagen zeigen, deren ich an *Pandanus humilis* Erwähnung that. Der größeren Zahl der Inflorescenzblätter entsprechend muss dieselbe nur in einer beträchtlich größeren Entfernung vom Scheitel gesucht werden. 2—3 Monate nach der Vollblüte der Inflorescenz, während sie noch im Schwinden ist, hat die große Knospe sich schon soweit entfaltet, dass sie als ein handlanger Spross deutlich sichtbar wird. Wie die Beseitigung der Inflorescenz sich vollzieht, soll unten genauer geschildert werden.

Die *Freycinetia insignis* ließ bei der bequemen Zugänglichkeit mühelos erkennen, auf welche Weise der Terminalspross in die seitliche Stellung übergeführt wird. Der Vorgang geschieht einfach durch Übergipfelung: die große sich mächtig entwickelnde Lateralknospe aus dem Blatt f^2, d. h. dem unter dem ersten Inflorescenzblatte, drängt also den terminalen Blütenstand bei Seite. Damit nun diese Mächtigkeit des Seitenstrahles erreicht wird, welche ihn befähigt, die Endigung der relativen Hauptachse herüber zu drücken, muss sie, wie dies auch sonst beobachtet wird, eine entsprechend starke Anlage besitzen. An der Inflorescenz in der Vollblüte, wenn die große Seitenknospe noch gar nicht ausgetrieben hat, ist das Gleichgewicht in den Massen sehr gut zu sehen. Fig. *D* zeigt das Verhältnis an dem blühenden, weiblichen Spross von *Pandanus humilis*. Von dem etwa kreisförmigen Querschnittsareale beansprucht der Blütenstand die gleiche Größe, welche für die hier abgeschnittene Knospe (*kn*) vorbehalten ist. Diese Relation erweckt in mir die Vermutung, dass beiden Teilen schon in der ersten Anlage die gleiche Masse gesichert sein dürfte: mit

anderen Worten, ich habe nach meinen anderweitigen Erfahrungen über solche Sprosse die Meinung, dass am Vegetationskegel eine Parzellierung in zwei gleiche oder annähernd gleiche Teile stattfinden dürfte.

Da nun die Endigung der Achse, d. h. sowohl der männliche wie der weibliche Blütenstand der *Pandanaceae*, der erste früher, der letztere viel später in Wegfall kommt, so ist klar, dass eine dichotomische Verzweigung auf diesem Wege nicht stattfinden kann. Diese wird vielmehr auf andere Weise gewonnen. Zunächst ist die Frage zu stellen: was für ein System von Verzweigungen haben wir in den einfachen Achsen resp. Zweigen von *Pandanaceae* vor uns, welche schon geblüht haben. An den Abbruchsnarben der rutenförmigen, einfachen *Freycinetia*-Zweige können wir leicht constatieren, dass solche bisweilen schon sehr vielmal ihre Inflorescenzen entwickelt haben, ich fand solche, die bis 12 Inflorescenzspuren aufwiesen. Aber auch bei *Pandanus humilis* gelang es mir, einfache Äste aufzufinden, welche die Pinselreste weiblicher Blütenstände bis zur Dreizahl erkennen ließen. Diese scheinbaren Monopodien sind, wie aus der obigen Schilderung zur Genüge klar wird, in Wahrheit Sympodien, welche bei *Freycinetia* aus 12 und mehr, bei *Pandanus* aus 2—3 Merithallien, d. h. Fortsetzungssprossen aufgebaut sein können. Die zwischen den Inflorescenzspuren gelegenen Zweigstücke sind die Producte, welche aus der großen Knospe hervorgingen; sie liefen dann in einen Blütenstand aus, der zuletzt entfernt wurde.

Aus dieser Wahrnehmung geht hervor, dass die große Knospe die Gabelung der Äste nicht bewirken kann. Diese wird vielmehr, wie ich mich bei *Pandanus* überzeugte, auf dem Wege hervorgebracht, dass die Knospe aus dem Blatte unterhalb der großen Knospe, die auch etwas größer ist wie die gewöhnlichen Laubknospen (s. oben S. 564), austreibt. Der Rest, welcher nach Beseitigung der Inflorescenz bleibt, steht in diesem Falle zwischen den beiden Armen der Gabel. Liegt nun der Fall vor, dass eine dreifache Verästelung des Zweiges stattfindet, der bei *P. humilis* gar nicht so selten vorkommt, so ist noch eine tiefer inserierte Knospe zum Austrieb gekommen. Die Abbruchsnarbe der Inflorescenz liegt dann nicht mehr seitlich an dem Zweige, sondern in der Mitte der drei umgebenden Äste. Ich habe sogar einmal an *P. humilis* vier Wirtelzweige beobachtet, von denen drei um eine mittlere Achse angeordnet standen, ein Verhältnis, welches darauf hinweist, dass gelegentlich wohl einmal auch ohne Abschluss des Zweiges durch einen Blütenstand die angelegten Knospen in der Mehrzahl zur Entwickelung kommen. Dieselbe Erscheinung kann ja durch Abtragung des vegetativen Blattschopfes an den Zweigen ziemlich leicht künstlich angeregt werden. Beruht doch auf dieser Erfahrung die so leichte Möglichkeit, die *Pandanus*-Arten durch Stecklinge zu vermehren, indem die auf solche Weise zum Austrieb angeregten Seitensprosse sehr leicht Wurzeln bilden.

Es wird nun eine spätere Aufgabe sein, nachzuforschen, ob die so eigenartige Verzweigung der Dumpalme auf ähnlichen Verhältnissen beruht. So viel scheint mir nach den Erkundigungen, die ich einziehen konnte, sicher zu sein, dass eine Verzweigung erst nach der erlangten Blühfähigkeit eintritt; auch die Thatsache wurde mir als wahrscheinlich zugegeben, dass nicht jede Blüte an einem Zweige eine Dichotomie bedingt; zwei Verhältnisse, die neben der Ähnlichkeit in der Tracht der Pflanzen doch sehr für eine analoge Ramification sprechen. Jedenfalls würde von einer äußeren Verursachung der Gabelung, wie die Steppenbrände Ostafrikas etwa sind, Abstand zu nehmen sein, ganz abgesehen davon, dass jenes langsame Fortschwälen eines afrikanischen Grasbrandes eine Wirkung auf die hochgewachsene Palme nicht auszuüben vermag.

Jedenfalls ist die Frage immerhin interessant genug, als dass sie nicht von einem in Ostafrika sich aufhaltenden Botaniker berücksichtigt und erledigt werden sollte.

In theoretischer Hinsicht ist es noch von Interesse, sich darüber klar zu werden, in welcher der landläufigen Klassen von Sympodien der Zweig der *Pandanaceae*, so lange er einfach ist, untergebracht werden müsse. Von vornherein ist klar, dass wir es hier mit einem monochasialen Sprossverbande zu thun haben. Dem Vorgange Eichler's in seinen Blütendiagrammen folgend, teilt man gemeiniglich die Monochasien der Blütenstände in vier Klassen ein; Monochasien vegetativer Sprosse fallen bei der Betrachtung in der Regel ganz aus. Bei jenen hat man der Zahl der Vorblätter und der Stellung derselben eine besondere Bedeutung zuerkannt. Da nun bei den allermeisten Phanerogamen der Herd der seitlichen Neubildung und der mediane Blattachselgrund zusammenfallen, so kommt es auf eins heraus, ob man die Stellung der Vorblätter oder den Ort betrachtet, an welchem die Lateralstrahlen als Fortsetzungssprosse des Systemes erscheinen. Eine Unterscheidung der Monochasien, wie sie Eichler gemacht hat, in typische oder solche durch Abort oder Ablast, scheint mir ganz überflüssig zu sein; er schreibt ihr auch selbst keinen großen, nämlich blos einen theoretischen Wert zu.

Für mich ist das Monochasium ein scheinbar einfaches Sprosssystem, das durch Achsen aufsteigender Ordnung zusammengesetzt ist. In diesem weiteren Sinne muss dasselbe gefasst werden, weil die Sprossverbände in den Conidienformen mancher Mucorineen und auch von Phytopthoreen, welche unterhalb der Conidien einen neuen Ast hervorschicken, zweifelsohne für Monochasien angesehen werden müssen. Die Antheridien der *Laboulbeniaceae* ferner sind nach den ausgezeichneten Untersuchungen Thaxter's die schönsten Sicheln, die man sich vorstellen kann.

Diese Thatsachen belegen zur Genüge, dass den Blättern keine besondere Bedeutung bei der Classificierung zukommen kann, dass vielmehr nur der Ort in Betracht zu ziehen ist, an welchem bezüglich zur Hauptachse

der Seitenstrahl auftritt. Hier sind nur zwei Fälle möglich: entweder fallen nämlich sämtliche Glieder des ganzen Verbandes in eine einzige Ebene, ich habe diese Monochasien »monopedische« genannt, oder die Lateralstrahlen, welche ausnahmslos rechtwinkelig zur Mediane der letzten Achse auftreten, fallen aus der Medianebene heraus; diese Verbände nannte ich »polypedische«. Zu den monopedischen gehören bekanntlich zwei Klassen von Monochasien, welche ausnahmslos bei den Monocotylen gefunden werden und die sich einfach dadurch definieren lassen, dass bei der Sichel (die gewöhnliche Stellung zum Beschauer vorausgesetzt) der Seitenstrahl immer gleichsinnig zur voraufgehenden relativen Primärachse liegt, also entweder immer vorn oder immer hinten (der letztere Fall ist mir niemals vorgekommen); bei der Fächel liegt er abwechselnd vorn oder hinten. Die polypedischen Monochasien lassen sich wieder in zwei Klassen teilen, je nachdem nämlich, wie vorhin, der Seitenstrahl immer gleichsinnig zur relativen Primärachse liegt (Schraubel), oder ungleichsinnig fällt (Wickel). Die Richtungen, welche in diesem Falle in Betracht kommen, sind rechts und links zu der voraufgehenden Achse. Eichler und vor ihm Buchenau haben gemeint, dass man diese beiden Kategorien mit einander in Verbindung setzen könnte, da sie in einander übergingen. Beide kommen dabei zu entgegengesetzten Resultaten, Buchenau erkannte gewissermaßen in der Fächel eine Form der Wickel, in der Sichel eine solche der Schraubel, während Eichler die umgekehrte Meinung vertrat. Diese ganze Auffassung ist nur formal und die Überführung der einen Form in die andere eine rein zeichnerische Operation. Die entgegengesetzten Resultate kommen zu Stande, weil bei der zeichnerischen Ausführung jener den Aufriss, dieser aber den Grundriss als Basis benutzte. In Wirklichkeit haben beide Klassen mit einander so wenig gemein, wie ein rechter Winkel und ein gestreckter. Deswegen, weil ich zwischen beide beliebige Größen einschalten kann, sind sie doch nicht ein und dasselbe. Eichler meinte nun, dass man aus der Schraubel durch starke Verschiebungen der Blüten in der Mediane nach vorn die Fächel construieren könnte. Das geht auf dem geduldigen Papiere sehr gut, nur kommen in der Natur solche Verschiebungen nicht vor. Ich wenigstens kenne sie nicht, obgleich ich mir wohl eine ziemlich umfangreiche Übersicht über die Blütenstände erworben habe.

Den Monochasien, welche sich in der vegetativen Zone der Pflanzen finden, hat man bisher eine geringere Beachtung geschenkt. Meist sind nur die Rhizome von Monocotylen in Betracht gezogen worden, so kennt man die in alle Lehrbücher übergegangene schematische Zeichnung des Salomonsiegelsprosses, des Rhizomes von *Carex*, der kriechenden Wasserpflanzen. Dagegen hat man diejenigen der oberirdischen Sprosse bisher weniger berücksichtigt. Und doch scheinen sie auch hier nicht allzu selten zu sein. Schon vor vielen Jahren habe ich beobachtet, dass die Linden,

Ulmen, Haselnüsse, kurz alle Bäume und Sträucher mit zweizeiligen Blättern bei entschieden dorsiventraler Anreihung derselben ihre Zweige nicht mit einer Terminalknospe beschließen, wie man bisher gewöhnlich meinte, sondern dass die Spitze jedes Zweiges beim Austrieb mit mehreren Blättern endlich abtrocknet und abgeworfen wird. Die Knospe aus dem letzten Laubblatt stellt sich dann senkrecht auf und nimmt die Rolle einer Terminalknospe an. Eine kleine Narbe an ihrem Grunde zeigt dauernd die Stelle, an welcher der Abbruch des Sprossendes erfolgte. Treibt nun diese Knospe aus, so macht sie natürlich den scheinbar monopodialen Zweig zum Sympodium. Eine feste Regel in der Zusammensetzung dieser Sprosse habe ich bei der wechselnden Zahl der Blätter an einem Zweige nicht gefunden.

Ganz ähnlich verhält sich nun das Sympodium der einfachen *Pandanus*-Zweige, mit dem Unterschiede, dass hier der Zweig nicht beim ersten Austrieb, sondern nach der Vollblüte bei den männlichen decapitiert wird, während der weibliche sein bei Seite geworfenes Ende noch längere Zeit nach der Fruchtreife behält. In die bei den monochasialen Blütenständen besprochenen Schemata lässt sich nun dies Sympodium nicht einreihen. Der Umstand, dass die Blattstellung in drei gewundenen Zeilen steht, hindert, dass ein monopedisches System entsteht, und die große Zahl der Blätter jedes Sprossgliedes bedingt, dass keine Regelmäßigkeit in dem Ort der Knospenanlage eingehalten wird. Die aufeinander folgenden Abbruchsnarben liegen selten geradlinig über einander, bald weicht die folgende nach rechts, bald nach links ab.

Ich habe nun noch einer letzten Frage näher zu treten, die ich schon oben berührt habe und welche einiges Interesse verdient, nämlich folgender: auf welche Weise werden die männlichen Blütenstände der *Pandanaceae* beseitigt? Wenn ich die Inflorescenz von *Pandanus utilis* oder *P. odoratissimus*, die ich beide zu untersuchen Gelegenheit hatte, prüfte zur Zeit, wo sie aus der Blattumhüllung heraustrat, so zeigte sie sich regelmäßig sehr eigentümlich erweicht. Während die Staubbeutel noch Milliarden von Pollenkörnern entließen, befand sie sich schon in dem Zustande, dass der Zusammenhang weitgehend gelockert war; ganze Stücke der Inflorescenz lösten sich, als ob sie verfault wären, von derselben ab, endlich war ein vollkommener Zerfall das Ende derselben. In den allermeisten Fällen wird man den Blütenstand nur in dieser Form erblicken, denn er scheint in unseren Gewächshäusern nur dadurch sichtbar zu werden, dass ihn die erweichte Spindel aus der Blätterumhüllung herausfallen lässt. Will man ihn noch straff aufrecht beobachten, so muss man den austreibenden Schopf sehr genau beobachten, um die blasseren Inflorescenzblätter zu erkennen, welche die Anwesenheit des verborgenen Blütenstandes andeuten.

Wer sich je einmal die kurzen Kölbchen von *Freycinetia insignis*,

welche von dem weiten, durch die Basen der Inflorescenzblätter gebildeten Becher umgeben werden, angesehen hat, wird sich sagen müssen, dass auf dem bei *Pandanus* beschriebenen Wege der männliche Blütenstand nicht entfernt werden kann. Hier ist vielmehr der Sachverhalt folgender: Schon während der Vollblüte, wenn also die Kölbchen den Pollen ausstreuen, macht sich in dem unteren Teil der Inflorescenzachse, welcher die lockerer gestellten Blätter trägt, eine Veränderung bemerkbar: auch sie wird weicher und beginnt sich zu bräunen. Im Innern schreitet die dunklere Färbung an den Gefäßbündeln vorwärts. Man könnte nun glauben, dass die in dem Becher aufgesammelten Spritzwässer die Veranlassung zu dieser Veränderung wären; der Umstand indessen, dass man die Flüssigkeit ausgießen kann und dass trotzdem der Erweichungsprocess eintritt und fortschreitet, beweist, dass die Veränderung nicht durch diese rein äußerliche Verursachung bedingt wird, sondern dass diese Gewebsmetamorphose durch innere Ursachen hervorgerufen wird.

Während sich die Erweichung im unteren Teile der Achse der Inflorescenz vorbereitet, werden im Blütenstande Veränderungen wahrgenommen: die Kölbchen beginnen weicher zu werden, ebenso die schwammigen Begleitblätter; nun finden sich auf ihnen Schimmelculturen ein, die bald den ganzen Apparat vollkommen überwuchern und Conidien erzeugen. Farbstoffbacterien, besonders solche mit roten Pigmenten, tragen dazu bei, den weißen, grauen und grünlichen Schimmelherd farbenreicher zu machen. Schließlich wird der ganze Blütenstand innerhalb des Trichters vollkommen verflüssigt, so dass in ihm ein ekelhafter Brei liegt, der natürlich einem sehr mannigfachen Tier- und Pflanzenleben einen erwünschten Aufenthalt bietet: neben Unmassen von Bacterium Termo erscheinen Infusorien, Rädertierchen etc. Die Blattscheiden sind nun mit in den Fäulnisprocess hineingezogen, ein geringer Zug genügt, um sie am Grunde abzulösen. Schließlich wird der Trichter am Grunde durchgefressen, der Brei fließt fort, die zurückbleibenden Reste vertrocknen und verbröckeln, so dass schließlich an dem *Freycinetia*-Aste eine breite, kreisförmige Narbe mit angeschwollenen Wundrändern und einem Büschel innerer Gefäßbündelreste übrig bleibt.

Einem solchen Fäulnisprocess muss zweifellos durch ein Schutzgewebe ein Halt gesetzt werden. Ich habe dasselbe im fertigen Zustande studiert, da ich sein erstes Auftreten an der Inflorescenz während der Vollblüte noch nicht nachweisen konnte und das Material doch zu spärlich und kostbar war, um lange an der Pflanze während der verschiedenen Stadien der Erweichung herumzusuchen. Ich schnitt die Narbe, welche eine vorjährige Inflorescenz zurückgelassen hatte, mit ihrer ganzen Umgebung und einem hinlänglichen Stück des Holzes ober- und unterhalb der Narbe aus dem Zweige heraus. Ein Radialschnitt durch die Abbruchsstelle zeigt auf der glatt geschnittenen Fläche eine gelbe Linie, die etwa den Wundrändern

parallel verläuft. Sehr dünne Schnitte unter dem Mikroskop betrachtet lassen dieselbe als zusammengesetzt aus einem regelmäßig gereihten Gewebe von niedrigen, parallelepipedischen Zellen erkennen. Was aber diese deutlich aus einem cambialen Herde hervorgehenden Gewebe besonders eigentümlich macht, sind die an der Peripherie gelegenen, ziemlich stark verdickten und getüpfelten äußeren Zellen dieses Schutzgewebes, das wegen seiner Widerstandskraft gegen concentrierte Schwefelsäure als Korkgewebe angesprochen werden muss; die äußeren Zonen würden sich als Steinkork bezeichnen lassen. Schon beim Schneiden macht sich diese Zone sehr empfindlich bemerkbar, da sie dem Messer einen ziemlich energischen Widerstand bietet.

Der regelmäßig gereihte Kork ist nur so lange vorhanden, als er das Grundgewebe durchsetzt; die Regelmäßigkeit in der Anordnung wird vollkommen gestört dort, wo er den Leitbündeln angrenzt oder dieselben durchzieht. Hier beobachtete ich im Grundgewebe eine Allwärtsteilung der Zellen, welche offenbar auf den normalen Verlauf der Bündel störend einwirkte, denn die großen Netzgefäße waren oft aus ihrer geraden Richtung verschoben, s-förmig gekrümmt oder verbogen. Die Gefäße schienen mir im Innern Thyllenbildung zu zeigen, doch bin ich über diesen Punkt nicht ganz ins Klare gekommen; jedenfalls verdient die Frage über die Erzeugung und weitere Ausbildung des Schutzgewebes um die durch Fäulnis entstandenen Abbruchsstellen der *Freycinetia*-Inflorescenz einmal eine besondere Untersuchung.

Die Abstoßung überflüssiger Achsen durch Erweichung der Gewebe und spätere Fäulnis scheint im Ganzen keineswegs häufig zu sein. Neben dem von mir hier genauer beschriebenen Falle von *Freycinetia* (bei *Pandanus* dürfte der Sachverhalt ähnlich sein) kenne ich nur noch die entsprechende Entfernung der reife Früchte tragenden Achsen von *Vallota* und *Clivia*, welche mir Herr Dr. Graebner mitzuteilen die Güte hatte.